



Dynamique des populations de monogènes, ectoparasites de téléostéens : stratégies démographiques et implications mathématiques

Patrick Silan, Michel Langlais, Guillaume Latu

► To cite this version:

Patrick Silan, Michel Langlais, Guillaume Latu. Dynamique des populations de monogènes, ectoparasites de téléostéens : stratégies démographiques et implications mathématiques. *Ecologie*, 1999, 30 (4), pp.247-260. hal-01321495

HAL Id: hal-01321495

<https://hal.science/hal-01321495>

Submitted on 25 May 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE MONOGENES, ECTOPARASITES DE TÉLÉOSTÉENS : STRATÉGIES DÉMOGRAPHIQUES ET IMPLICATIONS MATHÉMATIQUES

Patrick SILAN ⁽¹⁾, Michel LANGLAIS ⁽²⁾, Guillaume LATU ⁽³⁾

⁽¹⁾ CNRS (UMR 5000), Station Méditerranéenne de l'environnement Littoral, Université Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète, FRANCE (corresponding author : silan@univ-montp2.fr)

⁽²⁾ U.F.R. M.I. 2S - UMR 5466, Université Victor Segalen Bordeaux 2, 146, rue Léo Saignat, B.P.69, 33076 Bordeaux Cedex, FRANCE (michel.langlais@mi2s.u-bordeaux2.fr)

⁽³⁾ LaBRI (UMR 5800), Laboratoire Bordelais de Recherche en Informatique, Université Bordeaux I, 351 Cours de la Libération, 33405 Talence Cedex, FRANCE (latu@labri.fr)

SUMMARY (review paper)

POPULATION DYNAMICS OF MONOGENEA, ECTOPARASITES OF TELEOSTS : DEMOGRAPHIC STRATEGIES AND MATHEMATICAL IMPLICATIONS

*The Platyhelminths, or flatworms, are represented by several thousands of species. This phylum consist of several groups, including the Monogeneans. Principally ectoparasites of aquatic vertebrates, these organisms have been studied since the nineteenth century, but essentially from the taxonomic point of view. The study of their population dynamics stay marginal, despite the ecological or epidemiological interest of this zoological group. The demographical modelling is rare and concern only some Monopisthocotylea, ectoparasites of Teleosteans. The main biomathematical trends are summarized in this paper; their interest is underlined, but also some of their more serious weaknesses. Using the sea bass (*Dicentrarchus labrax*)-Diplectanum model, the contribution of our interdisciplinary approach combining closely population biology, mathematics and science computing is emphasized.*

KEY WORDS: Platyhelminth - Monogenea - Téléostéens - Parasite - Population dynamics - Ecological modelling.

RÉSUMÉ (article de synthèse)

*Les Plathelminthes, ou vers plats, sont représentés par des milliers d'espèces, principalement parasites. Ce sous-embranchement comprend plusieurs classes, dont celle des Monogènes. Majoritairement ectoparasites de vertébrés aquatiques, ces derniers sont connus depuis le 19^{ème} siècle, surtout sous l'angle taxinomique. L'étude de la dynamique de leurs populations reste marginale, malgré l'intérêt écologique et épidémiologique que ce groupe zoologique présente. Les approches prédictives de leur démographie, via la modélisation, sont rares ; elles ne concernent que quelques Monopisthocotylea, ectoparasites de poissons téléostéens. Les principales tendances biomathématiques des travaux déjà réalisés sont résumées ; leur intérêt est souligné, mais aussi certains de leurs défauts. Avec le modèle Bar (*Dicentrarchus labrax*) –*Diplectanum* que nous avons tout particulièrement étudié, nous illustrerons comment une recherche interdisciplinaire, associant biologie des populations, mathématique et informatique, peut faire évoluer notre connaissance dans un tel domaine.*

MOTS CLÉS : Plathelminthes - Monogènes - Téléostéens - Parasite - Dynamique des populations - Modélisation.

INTRODUCTION

Chez les invertébrés, les vers sont représentés par des milliers d'espèces appartenant à des taxons variés. Certains sont libres, d'autres parasites ; les deux types existent chez les Plathelminthes (vers plats). Ces derniers constituent un groupe très important, tant par le nombre d'espèces et la diversité de leurs cycles biologiques, que

par les problèmes de santé que certaines espèces parasites posent. Ce sous-embranchement des Plathelminthes comprend plusieurs classes, dont celle des Monogènes (BAER & EUZET, 1961) ; les organismes qui la composent sont majoritairement ectoparasites de vertébrés aquatiques (Téléostéens, Sélaciens, Amphibiens ...).

Les Monogènes sont connus depuis plus d'un siècle et ont fait l'objet de nombreuses études sur le plan taxino-

mique. Les travaux de biologie des populations sont plus récents. Les recherches menées sur la dynamique de leurs populations sont essentiellement descriptives. Les approches prédictives de leur démographie, via la modélisation, restent rares ; aucune ne concerne la sous-classe des Polyopisthocotylea ; seuls quelques Monopisthocotylea, ectoparasites de poissons téléostéens, sont concernés par ce dernier type de travail.

Cet article vise à rappeler les principales tendances biomathématiques des travaux de modélisation réalisés depuis les années 70 sur des représentants de cette classe. Nous soulignerons l'intérêt de certaines de ces approches, mais aussi quelques une de leurs faiblesses. Certains traits démographiques propres au modèle Bar (*Dicentrarchus labrax*)-*Diplectanum* que nous avons développé par ailleurs seront explicités ici. En prenant l'exemple de la mortalité « naturelle » des parasites fixés sur les hôtes, nous montrerons comment un tel modèle peut évoluer du fait des rétroactions permanentes et positives entre biologie des populations, mathématique et informatique.

LES MONOGÈNES : NATURE DES CYCLES BIOLOGIQUES

Les Monogènes sont des métazoaires parasites de petite taille (quelques dizaines de micromètres à plusieurs millimètres), ayant un cycle biologique direct, c'est à dire sans hôte intermédiaire.

Polyopisthocotylea et Monopisthocotylea se différencient sur de multiples critères, notamment morpho-anatomiques. Ils se distinguent par leur taille (les premiers sont plus grands), mais aussi par leur effectif par hôte : sauf cas exceptionnels (SILAN *et al.*, 1985), les Polyopisthocotylea ont toujours des prévalences et des intensités faibles (SILAN & MAILLARD, 1989a; REVERSAT *et al.*, 1992) ; on note rarement plus de quelques individus sur un même hôte, alors que les Monopisthocotylea peuvent être présents par centaines sur un même poisson, sans nécessairement lui poser des problèmes de santé (SILAN & MAILLARD, 1986; SILAN & MAILLARD, 1990).

Deux modes de reproduction sont connus dans cette classe :

1) Les Polyopisthocotylea, et l'immense majorité des Monopisthocotylea, vivent sur leur hôte et pondent des œufs une fois matures. Le principe d'une fécondation croisée obligatoire n'est connu que pour un Diplectanidae (SILAN *et al.*, 1983), mais il est probable que cette modalité soit le fait de la plupart des Monopisthocotylea. De l'œuf pondu, libéré généralement dans le milieu aquatique, sort une larve appelée *oncomiracidium*. Ce stade libre est pourvu d'une ciliature ; il est de ce fait mobile, mais présente une durée de vie courte (quelques heures à quelques jours). Cette larve est capable de trouver un individu hôte (rhéotactisme, chimiotactisme), mais dispose

donc de peu de temps. Très généralement, elle ne parasite qu'une seule espèce-hôte, ou des espèces taxinomiquement apparentées ; on parle de spécificité stricte ou oioxène dans le premier cas. Une fois l'*oncomiracidium* fixé, il va rapidement perdre sa ciliature en gagnant l'organe habituellement colonisé ; la grande majorité des Monogènes de téléostéens sont ectoparasites de leurs branchies.

2) Une famille de Monopisthocotylea, les Gyrodactylidae, ont un mode de reproduction tout à fait particulier. Ils sont vivipares et se multiplient directement sur leur hôte (LESTER & ADAMS, 1974a; SCOTT, 1982). Les jeunes individus produits par les adultes peuvent rester sur le même individu hôte, et eux-mêmes porter un nouvel embryon dans leur utérus. Un seul vers peut ainsi abriter jusqu'à 3 générations emboîtées d'embryons. Ces parasites sont capables de quitter un individu hôte, se déplacer temporairement sur un substrat, et se fixer sur un nouvel hôte accessible.

DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE MONOGÈNES ET MODÉLISATION

1) Les Gyrodactylidae

1.1) Le modèle de LESTER & ADAMS (1974b)

Le premier travail de modélisation portant sur un Monogène a été réalisé par LESTER & ADAMS (1974b). L'hôte était l'épinoche *Gasterosteus aculeatus*, le parasite *Gyrodactylus alexandrinus*. Poissons et Helminthes ont été maintenus en élevage dans des conditions expérimentales, afin de déterminer certains traits démographiques. Ces expériences d'infestation par des *Gyrodactylus* ont été réalisées principalement sur des poissons isolés. Dans la plupart des cas, les auteurs ont observé un accroissement modéré du nombre d'helminthes par individu hôte durant les deux semaines suivant les infestations, et une décroissance des infrapopulations les troisième et quatrième semaines. Dans ce contexte expérimental, il a ainsi été montré que certaines infrapopulations parasitaires étaient sujettes à une régulation intensité-dépendante. Les parasites quittent l'hôte du fait, semble-t-il, d'une réponse cellulaire ("Cuticular shedding") (LESTER, 1972) ; cette réponse est graduelle et augmente d'autant plus que les hôtes sont parasités. En outre, ces hôtes sont temporairement réfractaires à d'autres infestations ; quelques semaines sont nécessaires pour qu'une ré-infestation soit à nouveau possible. La diminution du nombre de vers ne paraît donc pas être le résultat d'un changement du taux de reproduction, mais celui d'une émigration. Quant à l'immigration sur d'autres individus hôtes, elle est directement dépendante de leur proximité.

Dans d'autres cas, les poissons sont morts suite à un accroissement sans limitation du nombre de parasites, montrant ainsi que la régulation est loin d'être systématique.

Le modèle construit par ces auteurs est simple ; il découle de ces observations. Il traduit le changement du nombre d'Helminthes sur un seul poisson d'un jour sur l'autre.

$$X_{t+1} = (X_t - E_t)R + S_t$$

avec

X_{t+1} = Nombre de vers sur ce poisson au temps $t+1$.

X_t = Nombre de vers sur ce poisson au temps t .

E_t = Nombre de vers quittant ce poisson au temps t .

R = taux d'accroissement des vers.

S_t = Nombre de vers se réattachant sur ce poisson.

Le nombre total de parasites quittant un hôte au temps t est de la forme :

$$E_t = X_t \cdot C_t$$

avec

$$C_t = 0,15 + 0,1 \left\{ \frac{1}{1 + \exp[-0,1(X_{t-5} - 50)]} \right\} + 0,95(C_{t-1} - 0,15)$$

Entre deux limites inférieure et supérieure, ce coefficient de perte C_t ("shedding efficiency") prend en compte, de manière assez empirique, l'état de l'infrapopulation parasitaire durant les 5 jours qui précèdent t ; un terme traduit la période durant laquelle un hôte est réfractaire aux infestations.

La fixation S_t des parasites est la somme suivante :

$$S_t = O_t + P_t + Q_t$$

avec

O_t = les vers refixés qui ont été perdu le même jour.

P_t = les vers refixés qui ont été perdu le jour précédent.

Q_t = les vers refixés qui ont été perdu deux jour auparavant.

Le modèle déterministe ainsi construit décrit relativement bien l'accroissement puis la diminution d'une infrapopulation, mais les auteurs reconnaissent eux-mêmes qu'il ne traduit pas correctement les rechutes ultérieures.

Afin de générer une plus grande variabilité, LESTER & ADAMS ont proposé deux approches plus stochastiques, l'une faisant varier E_t selon une loi normale ou de Poisson, l'autre en introduisant une variabilité de E_t par des simulations de Monte Carlo.

Ces auteurs ont enfin testé par simulation le premier modèle déterministe dans le cas de quelques poissons infestés à des temps successifs, cherchant à étendre le modèle à un individu hôte à un système multi-hôtes. Le modèle ainsi présenté prévoit une réduction notable du

nombre total de parasites au bout de quelques semaines, ce que la majorité des expériences des auteurs ne reproduisent pas ; les poissons utilisés dans ce contexte meurent pour la plupart suite à des sur-infestations.

L'introduction d'une variabilité sur E_t avec une simulation sur plusieurs mois génère des oscillations sur le modèle à un individu hôte, lesquelles disparaissent avec le modèle multi-hôtes. Ces faits n'ont pas pu être confirmés expérimentalement, et les auteurs reconnaissent que leurs modèles sur le plus long terme restent hypothétiques.

Les propositions et certaines des simulations de Lester et Adams illustrent quelques une des grandes tendances démographiques observées chez des Gyrodactyles (KHALIL, 1964) et des Dactylogyrus (PAPERNA, 1964).

L'absence de démographie sur les hôtes néglige leur mortalité, néanmoins existante, et la fuite (migration) des parasites qui se trouveraient sur les individus concernés. De même, le fait que des hôtes très parasités ne puissent plus réguler leur infrapopulation parasitaire n'est pas non plus intégré dans ce modèle. La dynamique de ces populations est température dépendante, ce qui ne peut pas, non plus, être intégré dans un tel modèle.

Un des principaux faits à retenir d'une pareille approche est la capacité que peuvent avoir ces hôtes, dans certaines conditions, à réguler leur infrapopulation parasitaire en faisant émigrer des parasites, ou bien en empêchant d'autres ectoparasites "libres" de les coloniser temporairement. Une telle réponse de l'hôte, loin d'être généralisée chez les Monogènes, présente ici un "avantage" pour les deux partenaires.

L'approche mathématique de LESTER et ADAMS était simple, donc imparfaite, mais elle a néanmoins ouvert la voie à la modélisation chez ces organismes. L'autre intérêt de ce travail, par rapport à bon nombre d'autres travaux purement théoriques (cf. SILAN *et al.*, 1997), est d'avoir tenté une modélisation sur des données biologiques expérimentales mais existantes.

1.2) Le modèle de SCOTT (1982)

M.E. SCOTT (1982) a repris un modèle biologique équivalent, avec le couple *Gyrodactylus bullatarudis* / *Poecilia reticulata*. Des guppies, petits poissons d'eau douce, ont été élevés au laboratoire et parasités individuellement après anesthésie. En se basant sur l'analyse de différentes infrapopulations, l'auteur étudie : a) la dynamique des processus de natalité sur des poissons isolés ; b) la mortalité de ce parasite ; c) la combinaison des deux premiers processus dans un modèle général de croissance ; d) la structure en âge de la population parasitaire afin de l'intégrer dans un modèle de Leslie ; e) la variabilité de la taille de populations sur différents hôtes.

L'analyse de la natalité a été réalisée en parasitant plusieurs guppies avec un seul Gyrodactyle, et en analysant quotidiennement le devenir de chaque infrapopulation.

Chaque génération est suivie selon une procédure que nous ne développerons pas ici, permettant ainsi de déterminer l'influence de l'âge et de chaque génération sur le taux de natalité. A 25°C, Scott montre que *Gyrodactylus bullatarudis* produit en moyenne 1,68 jeunes durant sa vie, et que le temps de génération moyen est de 2,4 jours.

Le taux de naissance instantané est estimé, pour chaque génération, à partir de

$$\lambda_{(t+0,5)} = \ln \left\{ \frac{N_{(t+1)}}{N_{(t)}} \right\}$$

avec

$\lambda_{(t+0,5)}$ le taux de naissance instantané / parasite / jour au temps $t + 0,5$.

$N_{(t)}$ le nombre d'individus vivants au temps t , qui survivent jusqu'à $t + 1$.

$N_{(t+1)}$ le nombre total d'individus au temps $t + 1$.

L'auteur montre que ce taux ne varie pas avec les générations successives, mais qu'il est en revanche âge dépendant. Le taux de naissance instantané moyen $\bar{\lambda}$, faisant abstraction de l'âge et de la génération, est estimé à 0,43 / parasite / jour. C'est ce dernier taux qui sera considéré dans l'équation :

$$\frac{dN_{(t)}}{dt} = \bar{\lambda} N_{(t)}$$

conduisant à la solution $N_{(t)} = N_0 \exp(\bar{\lambda} t)$

N_0 étant la taille de la population au temps $t = 0$

A partir d'expériences simples de survie sur une cohorte de 50 individus, SCOTT estime le taux instantané de mortalité :

$$\mu_{(t+0,5)} = -\ln \left\{ \frac{N_{(t+1)}}{N_{(t)}} \right\}$$

avec

$\mu_{(t+0,5)}$ le taux de mortalité instantané / parasite / jour pour un parasite de la classe d'âge $i + 0,5$.

$N_{(t)}$ le nombre de parasites vivant à l'âge i .

$N_{(t+1)}$ le nombre de survivants à l'âge $i + 1$.

Ce taux de mortalité s'est avéré âge dépendant, tel que $\mu_{(t)} = a \exp(bi)$

Le processus de mortalité d'une cohorte de *Gyrodactylus* a été décrit sous la forme :

$$\frac{dN_{(t)}}{dt} = -\mu_t N_{(t)} \quad (1)$$

avec pour solution (ANDERSON & WHITFIELD, 1975) :

$$E\{N_{(t)}\} = N_0 \exp \left\{ \left(\frac{a}{b} \right) (1 - \exp(bi)) \right\} \quad (2)$$

$E\{N_{(t)}\}$ étant l'espérance du nombre de parasites qui survivent à l'âge i , à partir d'une cohorte initiale de taille N_0

avec pour variance :

$$Var\{N_{(t)}\} = E\{N_{(t)}\} \left[1 - \left(\frac{E\{N_{(t)}\}}{N_0} \right) \right]$$

L'équation (2) permet d'estimer :

- la durée de vie moyenne $T = \int_{i=0}^{\infty} \left(\frac{E\{N_{(t)}\}}{N_0} \right) dt$,

égale pour cette espèce à 4,20 jours ;

- le taux instantané moyen de mortalité $\bar{\mu} = \frac{1}{T}$, égal à 0,24 / parasite / jour.

C'est ce taux $\bar{\mu}$ qui est utilisé dans l'équation (1) pour décrire plus généralement l'effet de la mortalité avec le temps. L'équation (1) a pour solution $N_{(t)} = N_{(0)} \exp(-\bar{\mu} t)$

Une fois $\bar{\lambda}$ et $\bar{\mu}$ estimés, ces deux paramètres ont été intégrés dans un modèle simple :

$$\frac{dN_{(t)}}{dt} = (\bar{\lambda} - \bar{\mu}) N_{(t)} \quad (3)$$

avec un taux instantané d'accroissement $r = \bar{\lambda} - \bar{\mu}$ égal à 0,19 / parasite / jour

Ce modèle a permis un bon ajustement aux données dans les premiers jours de l'infestation (< 10) ; cet ajustement a nettement perdu de sa qualité quand ces Monogènes, dans les conditions expérimentales choisies, ont commencé à disparaître, r devenant négatif.

Ayant montré que la distribution en âge avait une incidence nette sur le taux d'accroissement intrinsèque r , SCOTT développe alors un modèle discret du type :

$$A^* N_{(t)} = N_{(t+1)} \quad \text{avec}$$

$N_{(t)}$ le vecteur colonne contenant le nombre d'individus n_i , dans chaque classe d'âge i , au temps t .

$N_{(t+1)}$ le vecteur équivalent mais contenant le nombre d'individus au temps $t+1$.

A une matrice de transition de Leslie.

Après un certain nombre de simplifications, et pour une distribution en âge stable, l'auteur exprime l'équation (3) sous la forme :

$$\frac{dN_{(t)}}{dt} = \bar{\lambda}N_{(t)} - N_{(t)} \left\{ \sum_{i=1}^{t_{\max}} p_{(i)} \mu_{(i)} \right\}$$

avec $p_{(i)}$ la proportion d'individus dans la classe d'âge i , et μ_i le taux de mortalité âge-dépendant

$$\text{soit : } \frac{dN_{(t)}}{dt} = \bar{\lambda}N_{(t)} - kN_{(t)}$$

$$\text{avec pour solution } N_{(t)} = N_0 \exp\{(\bar{\lambda} - k)t\}$$

SCOTT considère qu'il s'agit là d'une bonne description de certaines de ses observations expérimentales.

Enfin, notant la grande variabilité de la croissance de populations selon les réplifications, Scott introduit un processus stochastique dans une simulation de Monte Carlo. Le temps entre événements (naissances ou morts) est représenté par une distribution exponentielle, avec :

$$t = -\ln \left\{ \frac{(1,0 - X)}{[(\bar{\lambda} - \bar{\mu})N_{(t)}]} \right\}$$

X étant un nombre pseudo-aléatoire issu d'un tirage uniforme sur $]0,1[$.

L'auteur constate naturellement que ses simulations donnent des résultats aussi variables que ses expériences, et note le rôle de la "stochasticité démographique", appliquée aux processus de naissance et de mort, dans les processus d'agrégation. La nature agrégée de la distribution des parasites est analysée par les fluctuations du rapport variance/moyenne.

Les propositions de SCOTT sont plus complexes que celles de LESTER et ADAMS, rendant compte d'un certain nombre de processus complémentaires. Ce modèle ne permet cependant pas, comme Scott le souligne elle-même, d'étudier les interactions complexes relevant de la densité-dépendance dans une population naturelle.

1.3) Le modèle de SCOTT et ANDERSON (1984)

Sur le même modèle biologique *Gyrodactylus bullatarudis* / *Poecilia reticulata*, Scott s'est associée à Anderson pour préciser certaines caractéristiques démographiques, et développer d'autres modèles mathématiques.

Les objectifs de ce travail étaient : a) d'estimer les taux de mortalité des hôtes en présence ou non de parasitisme, et en fonction de leur capacité de résistance après une infection ; b) d'estimer le taux de transmission du parasite ; c) d'évaluer les variations d'abondance des hôtes et des parasites dans le cadre d'expériences à plus long

terme ; d) d'établir quelques modèles simples permettant d'estimer certains paramètres démographiques.

Nous renvoyons à cet article pour la description des diverses expériences menées par SCOTT dans ce travail, et qui ne peuvent pas être toutes résumées ici.

Sur le plan théorique, les auteurs passent alternativement d'une approche basée sur des modèles de prévalence (hôtes non parasités, parasités ou résistants), à celle basée sur les modèles de densité (effectif de parasites par hôte). Dans le premier cas, des taux traduisent certains changements d'état (transmission des parasites, mortalité des hôtes induite par le parasitisme, variation du nombre d'hôtes devenant parasités...) ; dans la seconde catégorie de modèles, la quantification du flux de parasites par hôte et par unité de temps est estimée, tout en étant moins élémentaire à traiter mathématiquement.

Les expériences à court terme de SCOTT ont permis aux deux auteurs de préciser des paramètres tels que :

– la mortalité des hôtes, fonction linéaire du nombre de Gyrodactyles qu'ils portent,

$$A = b + \alpha M$$

avec

A le taux de mortalité instantané des hôtes.

b leur taux de mortalité naturelle.

M le nombre moyen de parasites par hôte.

α le taux de mortalité des hôtes induite par le parasitisme.

– un taux γ traduisant la capacité qu'ont certains hôtes de se "débarrasser" de leurs Monogènes (instantaneous rate of recovery = γ / host / time unit) ;

– un taux net d'infestation des hôtes $\Lambda X(t) Y(t)$ dans un environnement considéré comme homogène (principe de la loi d'action de masse appliqué à un modèle de prévalence), avec :

Λ le taux d'infestation par unité de densité d'hôtes et de temps.

$X(t)$ la densité des hôtes non parasités.

$Y(t)$ la densité des hôtes parasités.

– les variations du taux de mortalité des parasites selon que les hôtes meurent ou non ;

– la transmission des parasites entre hôtes vivants dans le contexte d'un modèle dit "de densité" ;

– la transmission des parasites des hôtes morts aux hôtes vivants dans ce même contexte et selon le même principe ;

$$\frac{dD(t)}{dt} = -\beta_2 D(t) N$$

$$\frac{dR(t)}{dt} = \beta_2 q D(t) N$$

avec

$D(t)$ le nombre de parasites sur un hôte donneur au temps t .

$R(t)$ le nombre de parasites sur un hôte receveur au temps t .

N la densité d'hôtes potentiels.

β_2 le taux de transmission *per capita*.

q la proportion de parasites se refixant avec succès.

– La distribution du nombre de parasites par hôte. La distribution binomiale négative est, classiquement, utilisée comme loi de probabilité. Les estimateurs sont établis sur la base :

$$M^2 = k(s^2 - M)$$

avec M la moyenne, s^2 la variance,

k variant inversement avec le degré d'agrégation des parasites.

D'autres expériences, qualifiées par SCOTT d'expériences à long terme, ont été réalisées ; les premières en suivant le devenir des parasites en faisant cohabiter un poisson parasité avec 49 autres non parasités ; les secondes en introduisant à des temps successifs des hôtes non parasités dans un dispositif analogue. Quelques répliques ont permis de constater un accroissement parasitaire suivi d'une mortalité importante des poissons (80 pour cent) et d'une disparition à terme des parasites. Une agrégation importante est observée quand les parasites deviennent nombreux ; elle disparaît quand la population parasitaire diminue fortement.

Bien que reconnaissant l'inadéquation des modèles de prévalence pour l'étude des populations d'helminthes tels que les Gyrodactyles, ces auteurs explorent quelques propriétés mathématiques pour le modèle biologique *Gyrodactylus bullatarudis* / *Poecilia reticulata*. Leur modèle de prévalence s'écrit :

$$\frac{dX(t)}{dt} = I - bX(t) - \Lambda X(t)Y(t) + vZ(t),$$

$$\frac{dY(t)}{dt} = \Lambda X(t)Y(t) - (b + \hat{\alpha} + \gamma)Y(t),$$

$$\frac{dZ(t)}{dt} = \gamma Y(t) - (b + v)Z(t)$$

avec

$X(t), Y(t)$ et $Z(t)$ les densités respectives d'hôtes sensibles, infectés et résistants au temps t ,

$X(t), Y(t)$ et $Z(t)$ les densités respectives d'hôtes sensibles,

I le taux d'immigration,

b le taux de mortalité naturelle des hôtes,

Λ le taux de transmission,

$\hat{\alpha}$ le taux de mortalité des hôtes induite par les parasites,

γ le taux de "guérison"

v le taux auquel l'immunisation est perdue.

L'analyse faite par les auteurs montre que ce modèle ne peut pas reproduire la courbe épidémique (FIG. 8, *loc cit.*) ou les comportements oscillatoires (FIG. 12, *loc cit.*) observés dans certaines conditions expérimentales. Le parasite ne peut persister dans la population d'hôtes (état stationnaire endémique stable) que si la relation suivante est satisfaite : $I/b > (b + \alpha + \gamma)/\Lambda$.

L'introduction d'un effet retard chez les hôtes infectés et résistants n'améliore pas vraiment l'efficacité de ce modèle de prévalence.

SCOTT & ANDERSON construisent alors un modèle dit "de densité", destiné à pallier l'inefficacité du modèle de prévalence précédent :

$$\frac{dS(t)}{dt} = I - bS(t) - \Lambda S(t)H(t) + dZ(t),$$

$$\frac{dH(t)}{dt} = \Lambda S(t)H(t) - (b + \gamma)H(t) - \alpha H(t) \sum ip(i),$$

$$\frac{dP(t)}{dt} = (R - b - \gamma)P(t) - \alpha H(t) \sum i^2 p(i) - \Lambda Z(t)H(t) \sum ip(i),$$

$$\frac{dZ(t)}{dt} = \gamma H(t) - (b + d)Z(t)$$

avec

$S(t), H(t), Z(t)$ les nombres respectifs d'hôtes sensibles, infectés et résistants;

$P(t)$ le nombre total de parasites sur les hôtes infectés;

R leur taux d'accroissement *per capita* sur les hôtes infectés;

$p(i)$ est la probabilité qu'un hôte héberge i parasites,

d le taux de perte de résistance, les autres coefficients étant comme dans le modèle de prévalence.

Afin de faciliter leur étude, les auteurs supposent une distribution logarithmique des parasites sur les hôtes infectés, ce qui conduit au modèle simplifié :

$$\frac{dS(t)}{dt} = I - bS(t) - \Lambda S(t)H(t) + dZ(t),$$

$$\frac{dH(t)}{dt} = \Lambda S(t)H(t) - (b + \gamma)H(t) - \alpha P(t),$$

$$\frac{dP(t)}{dt} = P(t)[R - b - \gamma - \Lambda Z(t) - \alpha a P(t)],$$

$$\frac{dZ(t)}{dt} = \gamma H(t) - (b + d)Z(t)$$

avec

a un paramètre dépendant de la distribution logarithmique; les autres coefficients étant inchangés.

Les auteurs reconnaissent que l'analyse formelle de ce modèle est rendue gênante par des non-linéarités et par le nombre d'équations impliquées. Ils montrent que si le parasite est capable de persister dans la population hôte, alors ce modèle prédit un état endémique stationnaire stable, en contradiction avec les observations expérimentales. Un certain nombre de modifications sont également proposées, mais elles conduisent toutes à la même inadéquation avec les observations. L'introduction d'un effet retard permet d'obtenir des comportements oscillatoires, qui n'ont pas, comme l'indiquent les auteurs, les caractéristiques qualitatives de celles observées ; elles sont même amorties lorsque l'on utilise les données expérimentales pour le modèle.

Une étude purement mathématique montre que ce modèle pose au moins deux problèmes non décelés ou non révélés par ses auteurs :

a) la positivité des densités n'est pas nécessairement conservée au cours du temps ; ceci se voit directement sur le système différentiel car sur la surface $H=0$, le champ de vecteurs est dirigé vers les $H<0$. On peut donc anticiper que sous certaines conditions, la densité de parasites peut devenir négative. Un exemple numérique (FIG. 1a, 1b, 1c et 1d) illustre ce problème ; avec les coefficients $\{I=2 ; b=2.4 ; \Lambda=0.6 ; d=1 ; \gamma=2 ; \alpha=1 ; a=0.8 ; R=5\}$, la simulation (réalisée avec MatLab v.5.3.0) permet d'observer

l'apparition d'un nombre négatif d'hôtes infectés (FIG. 1a) et résistants (FIG. 1d) au bout d'un temps très court, et ce à partir des données initiales $\{S(0)=5, H(0)=0, P(0)=10 \text{ et } R(0)=0\}$.

b) il peut prédire l'existence d'un état stationnaire stable dans lequel la densité d'infectés est positive alors qu'il n'existe plus aucun parasite (FIG. 2a, 2b, 2c et 2d). Ceci est le cas lorsque $R-b-\gamma<0$, entraînant une décroissance exponentielle de la population parasitaire vers 0 ; le modèle en densité devient alors asymptotiquement équivalent à un modèle ressemblant au modèle de prévalence ; il en résulte que pour $I/b > (b+\gamma)/\Lambda$, on obtient un état endémique

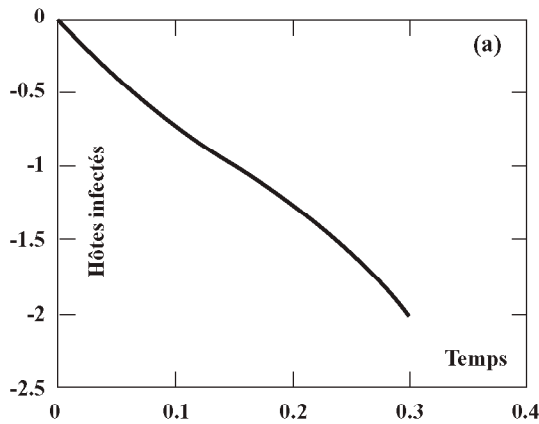


FIG. 1a.— Variation du nombre d'hôtes infectés.
Variation of infected hosts.

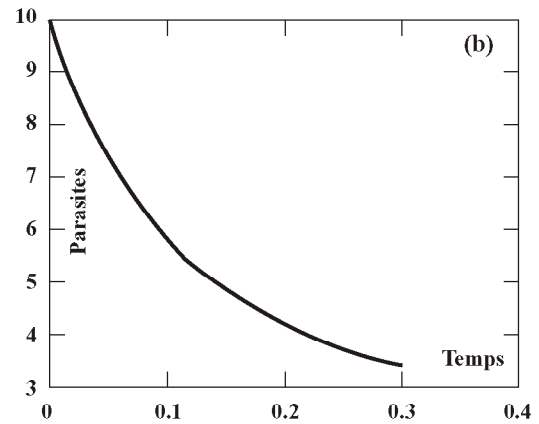


FIG. 1b.— Variation du nombre de parasites.
Variation of parasites.

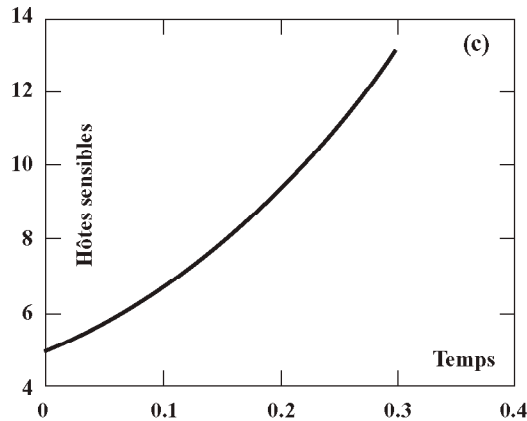


FIG. 1c.— Variation du nombre d'hôtes sensibles.
Variation of susceptible hosts.

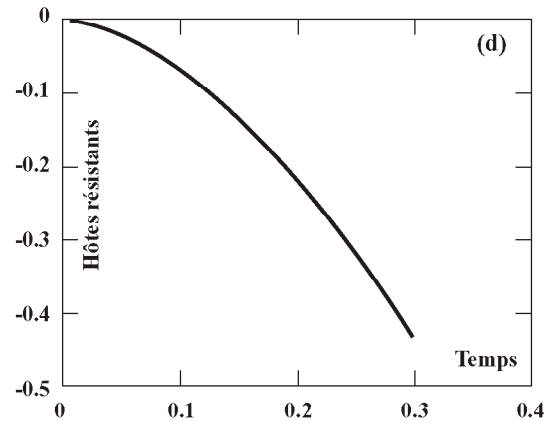


FIG. 1d.— Variation du nombre d'hôtes résistants.
Variation of recovered/immune hosts.

FIG. 1.— Simulation du modèle de densité de SCOTT & ANDERSON (1984) (équations 35 à 38, *loc. cit.*) pour les coefficients $I=2 ; b=2.4 ; \Lambda=0.6 ; d=1 ; \gamma=2 ; \alpha=1 ; a=0.8 ; R=5$ {données initiales : $S(0)=5, H(0)=0, P(0)=10$ et $R(0)=0$ }.

Numerical simulations of Scott and Anderson's density model (1984) (equations 35 to 38, *loc cit*) for the coefficients $I=2 ; b=2.4 ; \Lambda=0.6 ; d=1 ; \gamma=2 ; \alpha=1 ; a=0.8 ; R=5$ (initial data : $S(0)=5, H(0)=0, P(0)=10$ et $R(0)=0$).

stationnaire stable avec un nombre positif d'infectés (FIG. 2a) mais sans aucun parasite (FIG. 2b). Les coefficients utilisés sont ici $\{I=2 ; b=2.4 ; \Lambda=0.6 ; d=1 ; \gamma=50 ; \alpha=1 ; a=0.8 ; R=1\}$. La disparition de la population parasitaire et l'émergence d'un état endémique sont ici obtenues à partir des données initiales $\{S(0)=5, H(0)=0, P(0)=10 \text{ et } R(0)=0\}$.

Mathématiquement, ces deux points sont liés et proviennent du choix de la relation $\Sigma ip(i) = P(t)/H(t)$ donnant la charge moyenne de parasites par hôte infecté dans la modélisation de la mortalité des hôtes induite par le parasite ; le choix $\Sigma ip(i) = P(t)/[S(t)+H(t)+Z(t)]$ donnant le nombre moyen de parasites par hôte fait disparaître ces deux effets.

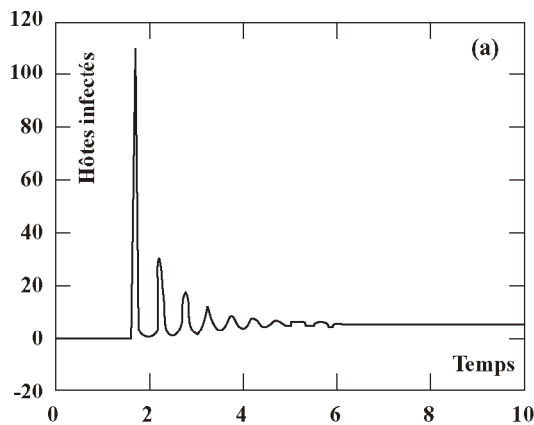


FIG. 2a.— Variation du nombre d'hôtes infectés.
Variation of infected hosts.

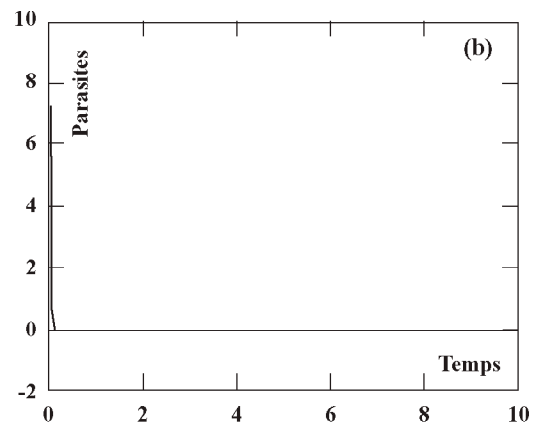


FIG. 2b.— Variation du nombre de parasites.
Variation of parasites.

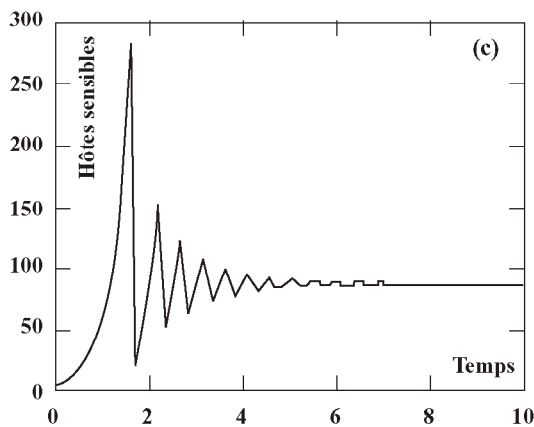


FIG. 2c.— Variation du nombre d'hôtes sensibles.
Variation of susceptible hosts.

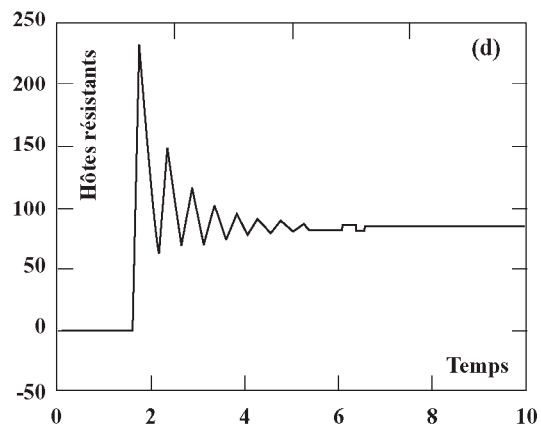


FIG. 2d.— Variation du nombre d'hôtes résistants.
Variation of recovered/immune hosts.

FIG. 2.— Simulation du modèle de densité de SCOTT & ANDERSON (1984) (équations 35 à 38, *loc cit*) pour les coefficients: $I=2 ; b=2.4 ; \Lambda=0.6 ; d=1 ; \gamma=50 ; \alpha=1 ; a=0.8 ; R=1$ {données initiales $S(0)=5, H(0)=0, P(0)=10 \text{ et } R(0)=0$ }.

Numerical simulations of Scott and Anderson's density model (1984) (equations 35 to 38, loc cit.) for the coefficients $I=2 ; b=2.4 ; \Lambda=0.6 ; d=1 ; \gamma=50 ; \alpha=1 ; a=0.8 ; R=1$ (initial data: $S(0)=5, H(0)=0, P(0)=10 \text{ et } R(0)=0$).

Ces différentes tentatives de modélisation sur les Gyrodactyles (LESTER & ADAMS, SCOTT & ANDERSON), basées sur des situations expérimentales, ont incontestablement ouvert une nouvelle voie en dynamique des populations de Monogènes. Elles restent néanmoins inachevées (absence d'applications à des populations *in situ*), et pour certaines mathématiquement incorrectes. Les problèmes liés au calcul ne permettaient pas en outre les simulations réalisables actuellement. A notre connaissance, aucun auteur n'a poursuivi de travaux sur une problématique similaire et appliquée à cette famille zoologique.

2) LES DIPLECTANIDAE

Suite à différents travaux sur la biologie et la dynamique des populations de certains *Diplectanum* (SILAN & MAILLARD, 1986, 1989b, 1990), nous avons entrepris plus récemment d'analyser mathématiquement les stratégies démographiques du couple Bar (*Dicentrarchus labrax*, Téléostei), et de l'un de ses Monogènes : *Diplectanum aequans*. Outre l'intérêt "écologique" d'un tel modèle, rappelons que ce Plathelminthe pose des problèmes de santé animale dans le contexte aquicole (SILAN *et al.*, 1996) ; le couplage des aspects fondamentaux et finalisés apporte des éléments de connaissance tant sur le plan de la dynamique des populations que sur le plan épidémiologique.

Après avoir posé les bases d'un premier modèle en temps discret (LANGLAIS & SILAN, 1995), et avoir discuté de son intérêt dans le contexte plus général des systèmes Hôtes-Macroparasites (SILAN *et al.*, 1997), nous avons notamment montré quelles étaient les importantes conséquences démographiques et épidémiologiques d'une structuration en âges de la population parasitaire (BOULOUX *et al.*, 1998). Une telle structuration en âges, rendue nécessaire par la réalité biologique (SILAN & MAILLARD, 1989b) et dépendante de nombreux facteurs environnementaux, pose rapidement des problèmes de validation numérique qui nous a conduit à prendre en compte (LANGLAIS *et al.*, 1999a et b) les modèles de l'algorithmique parallèle (GRAMA *et al.*, 1994).

Le recrutement différentiel des larves infestantes parmi les hôtes disponibles à un instant t engendre l'une des complexités majeures de ce modèle ; l'approche mathématique de ce processus fait l'objet de développements nouveaux, rendus en particulier possible par le parallélisme.

D'autres compartiments du modèle font l'objet d'améliorations permanentes.

En présentant ici la manière dont la mortalité des parasites présents sur les hôtes a été appréhendée au cours des développements successifs, nous illustrerons l'une des rétroactions positives entre biologie de ces populations, formalisme mathématique et informatique appliquée à ce champ disciplinaire.

La mortalité des parasites fixés dans le modèle Bar-Diplectanum : modélisations

Dans sa première version, le modèle décrivait de manière détaillée la "densité" (en tant que réel et dans son sens mathématique) d'hôtes possédant une certaine répartition de parasites classés par âge (cf. BOULOUX *et al.*, 1998). On pouvait alors considérer isolément les parasites d'âges différents et avoir une mortalité différenciée dans chaque classe d'âge. On appelait $N(b_0, b_1, b_2, \dots, b_K, t)$ le nombre d'hôtes ayant b_0 parasites d'âge 0 et b_i parasites d'âge $i\Delta t$ (avec $K=10$). On calculait $N(b_0, b_1, b_2, \dots, b_K, t + \Delta t)$ au temps $t + \Delta t$ en fonction de $N(b_0, b_1, b_2, \dots, b_K, t)$. Cette mise à jour de la structure de données N possédant 11 dimensions en plus du temps t induisait en pratique des coûts de calcul considérables.

Pour étayer cette affirmation, supposons que pour chacune des dimensions de N , les indices b_i soit dans l'intervalle $[0, 700]$; l'accès en écriture à tous les éléments de la structure, indispensable pour la mise à jour de cette dernière, demanderait $701^{11} = 2,01.10^{31}$ opérations d'écriture. A la vitesse d'accès mémoire de 2000 Mo/s qui représente actuellement une bonne performance, l'accès en écriture à l'ensemble de la structure nécessiterait $2,01.10^{31} / (200.10^6) = 1,0.10^{23}$ secondes soit plus de 3 000 milliards de siècles. Ceci rend inaccessible toute validation par la simulation numérique en un temps "humainement raisonnable", même dans les années à venir et en tenant compte des évolutions du matériel informatique en terme de performance. Il était donc indispensable de trouver un modèle mathématique moins fin engendrant moins de calculs.

LANGLAIS & SILAN (1995) ont décrit un modèle simplifié de ce type. Soit $N_k(l, i, t)$ la "densité" d'hôtes ayant l parasites dont i d'âge supérieur à $k\Delta t$, la mise à jour de cette structure N à chaque pas de temps est encore nécessaire. La répartition des parasites sur les hôtes n'est plus détaillée ; la mortalité différenciée en fonction de l'âge des parasites n'est donc plus aussi simple. La formule de mise à jour de N_k utilisée pour $1 \leq k \leq K$ est redonnée ci-dessous :

$$N_{k+1}(i, l, t + \Delta t) = \sum_{m=1}^l \sum_{u=0}^{P_{\text{age}}(t)-m} \sum_{v=0}^u N_k(i+v, m+u, t) \phi(l-m, m+u, t) \phi(u, m+u) \psi(v, i+v, u, m+u) p(m+u) \quad (4)$$

Rappelons que dans cette formule (4), la fonction $\phi(u, x)$ est la probabilité que u parasites meurent sachant qu'il y en avait x à l'instant t . La quantité $\psi(v, y, u, x)$ est la probabilité que v parasites d'âge supérieur à $q\Delta t$ meurent durant Δt (q étant inconnue), sachant qu'à l'instant t , y parasites d'âge supérieur à $q\Delta t$ sont présents, et que u parasites meurent parmi x . Ce modèle utilise donc la notion de mortalité moyennée des parasites avec la fonction ϕ . Cette mortalité doit être cohérente avec la mortalité différenciée en fonction des classes d'âge et introduite par

la fonction ψ . Ce problème de cohérence est directement lié à la modélisation mathématique choisie.

La mortalité différenciée par âge

Considérons un hôte à un instant t ayant y parasites d'âge supérieur à $k\Delta t$, parmi un total de x parasites, et supposons que l'on connaisse le taux de mortalité μ_k des parasites d'âge supérieur à $k\Delta t$, l'objectif est de calculer la contribution de cet hôte à la densité des $N_{k+1}(i, l, t)$. En utilisant une loi de Poisson de paramètre μ_k , on peut simuler la mort des y parasites d'âge supérieur à $k\Delta t$; ce n'est pas si simple pour les $x-y$ parasites d'âge strictement inférieur à $k\Delta t$. En effet, la répartition en âge de ces derniers est inconnue et leur mortalité ne peut pas être déduite. Dans le cas général, moyenne et variance de la loi de mortalité des $x-y$ parasites ne peuvent pas être connues.

Pour illustrer ce propos, considérons $N_I(20, 100, t)$ le nombre d'hôtes ayant 100 parasites dont 20 d'âge supérieur strictement à Δt ; à un moment t_0 de la simulation, il peut ne pas y avoir de parasites d'âge 0; les hôtes de $N_I(20, 100, t_0)$ ont alors $x-y=80$ parasites d'âge inférieur ou égal à Δt , avec 80 parasites d'âge Δt mourant avec une loi de moyenne μ_I . A l'instant t_0 , les parasites d'âge 0 étant absents, il n'y a logiquement pas de parasites d'âge Δt au temps $t_0 + \Delta t$. Les hôtes de $N_I(20, 100, t_0 + \Delta t)$ ont, quant à eux, 80 parasites d'âge 0 qui meurent avec une loi de moyenne μ_0 . Pour ces deux pas de temps, les 80 parasites d'âge inférieur à Δt ont donc des taux de mortalités différents (μ_0 et μ_I), or les lois de mortalités peuvent aussi avoir des variances différentes. Finalement, ne connaissant pas la répartition en âge complète des parasites sur les hôtes, les lois de ϕ et ψ ne peuvent pas être déterminées.

Loi de mortalité unique

Il existe néanmoins un cas particulier où il est possible de déterminer ces lois; c'est le cas où la loi de mortalité est la même pour tous les parasites, quelle que soit leur classe d'âge. Le modèle décrit par BOULOUX *et al.* (1998) utilise cette solution; le taux de mortalité commun est appelé μ . Cette loi peut alors être illustrée en représentant l'effectif d'une population de parasites en fonction du temps. La figure 3 traduit, pour des taux de mortalité différents, la survie des parasites à partir d'une population initiale de 100 individus.

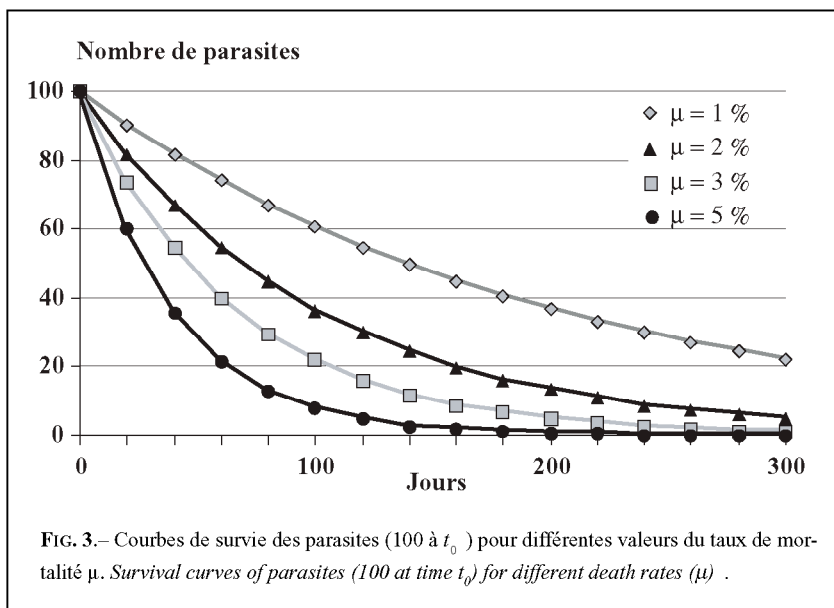
La première solution adoptée (LANGLAIS & SILAN, 1995) visait à faire dépendre la mortalité moyenne de la moyenne d'âge des parasites. Dans ce cas, le taux de mortalité est d'autant plus faible que la population est jeune; inversement, une population plus âgée sera concernée par une mortalité plus forte.

Illustrons par un exemple la méthode de pondération de la mortalité en fonction de l'âge moyen de la population. Soit pa le nombre de parasites adultes et pj le nombre de parasites jeunes; deux taux de mortalité sont fixés, l'un pour les adultes $\mu_a(T_0)$ et l'autre pour les jeunes $\mu_j(T_0)$; ces deux taux dépendent dans le modèle de la température du milieu. Le taux de mortalité moyen est calculé à l'aide de la formule $\mu(T_0) = (pj \mu_j(T_0) + pa \mu_a(T_0)) / (pa + pj)$. L'avantage d'une telle méthode est de pouvoir moduler la mortalité en fonction de la structure en âge de la population parasitaire présente. L'inconvénient majeur réside dans le fait que cette mortalité moyenne s'applique aussi bien aux parasites jeunes qu'adultes. Cela n'est formellement pas satisfaisant, les jeunes pouvant mourir aussi vite que les adultes si, par exemple, il y a beaucoup de parasites âgés. Ces fluctuations peuvent être évitées en fixant

une mortalité moyenne indépendante de la structure en âge de la population parasitaire, et éventuellement fonction de la température. Les courbes de la figure 3 s'appliquent alors seulement à la population parasitaire prise dans son ensemble.

Limitations et Solutions

Par ailleurs, la formulation mathématique relative à la modélisation de ψ avec une loi de probabilité simple pose problème. Dans le modèle initial, des approximations utilisant une loi de Poisson tronquée puis normalisée ont été réalisées. L'espérance mathématique ne pouvait alors pas être connue a priori. La relation indispensable pour une loi



de probabilité était en revanche respectée : la somme, pour tous les valeurs possibles de v des quantités $\psi(v,y,u,x)$, y,u,x étant fixés, était égale à 1.

La mortalité était également liée au produit $\phi(u,x)\psi(v,y,u,x)$, donc aux corrélations entre les variables v,y,u et x ; cela introduit un autre problème. Une autre formulation des calculs doit donc être envisagée en utilisant des variables indépendantes.

Considérons un hôte entre l'instant t et $t+\Delta t$; l'événement E est défini par : v parasites meurent sur y d'âge supérieur à $q\Delta t$ et au total u parasites meurent parmi x ; on a les relations $v \leq u$ et $y \leq x$. Une autre manière de décrire l'événement E est de dire que v parasites sur y d'âge supérieur à $q\Delta t$ meurent et $u-v$ parasites sur $x-y$ d'âge strictement inférieur à $q\Delta t$ meurent. Ainsi, le nombre de morts d'âge supérieur à $q\Delta t$ n'est plus corrélé au nombre de morts d'âge strictement inférieur à $q\Delta t$. La loi de mortalité des parasites est décrite par une loi binomiale δ de paramètre μ . L'événement " v parasites sur y d'âge supérieur à $q\Delta t$ meurent" a donc pour probabilité $\delta(v,y)$ et suit la loi

$B(v,y,\mu)$. Dans ce cadre, l'événement E a pour probabilité : $\delta(v,y)\delta(u-v,x-y)$. Une formule de mise à jour équivalente à la relation (4) peut être écrite :

$$N_{k+1}(i,l,t+\Delta t) = \sum_{m=i}^l \sum_{u=0}^{P_{adm}(t)-m} \sum_{v=0}^u N_k(i+v,m+u,t) \phi(l-m,m+u,t) \delta(v,i+v) \delta(u-v,m+u-(i+v)) p(m+u)$$

Cohérence des calculs et propriétés mathématiques

Cette dernière formule peut être elle-même réécrite à l'aide de variables qui simplifieront sa lecture dans la suite de ce document. Le symbole x est défini comme le nombre de parasites sur un hôte à l'instant t ; dans le contexte de la formule précédente, on a $x=m+u$. Le symbole j constitue le nombre de parasites recrutés sur un certain hôte en $t+\Delta t$; il est égal à $u-x+l$. L'emploi de ces variables (permutations de sommes avec changements de variables) conduit à des réécritures de cette formule :

$$\begin{aligned} N_{k+1}(i,l,t+\Delta t) &= \sum_{u=0}^{P_{adm}(t)-i} \sum_{m=i}^{\min(P_{adm}(t)-u,l)} \sum_{v=0}^u N_k(i+v,m+u,t) \phi(l-m,m+u,t) \delta(v,i+v) \delta(u-v,m+u-(i+v)) p(m+u) \\ N_{k+1}(i,l,t+\Delta t) &= \sum_{u=0}^{P_{adm}(t)-i} \sum_{x=i+u}^{\min(P_{adm}(t),l+u)} \sum_{v=0}^u N_k(i+v,x,t) \phi(l-x+u,x,t) \delta(v,i+v) \delta(u-v,x-(i+v)) p(x) \\ N_{k+1}(i,l,t+\Delta t) &= \sum_{x=i}^{P_{adm}(t)+l-i} \sum_{u=\max(0,x-l)}^{\min(P_{adm}(t)-i,x-i)} \sum_{v=0}^u N_k(i+v,x,t) \phi(l-x+u,x,t) \delta(v,i+v) \delta(u-v,x-(i+v)) p(x) \\ N_{k+1}(i,l,t+\Delta t) &= \sum_{x=i}^{P_{adm}(t)+l-i} \sum_{j=\max(l-x,0)}^{\min(l-i,P_{adm}(t)-i+l-x)} \sum_{v=0}^u N_k(i+v,x,t) \phi(j,x,t) \delta(v,i+v) \delta(u-v,x-(i+v)) p(x) \quad (5) \end{aligned}$$

Par définition, $U_k(t)$ est le nombre de parasites dont l'âge est supérieur à $k\Delta t$. Cette quantité se calcule avec la formule suivante :

$$U_k(t) = \sum_{l=0}^{P_{adm}(t)} \sum_{i=0}^l i N_k(i,l,t) \quad (6)$$

Cette formule peut être interprétée de la manière suivante : la quantité $i N_k(i,l,t)$ est le nombre de parasites d'âge supérieur à $k\Delta t$ fixés sur l'ensemble des hôtes ayant l parasites dont i d'âge supérieur à $k\Delta t$. En sommant ce nombre de parasites pour tous les hôtes ayant l parasites (l variant entre 0 et $P_{adm}(t)$), dont i parasites sont d'âge supérieur à $k\Delta t$ (i variant entre 0 et l), on obtient tous les parasites d'âge supérieur à $k\Delta t$. A partir de la formule (6),

il est possible de prouver mathématiquement que le nombre total de parasites sur les hôtes au cours d'un pas de temps diminue logiquement avec une mortalité moyenne de μ . Pour se placer dans le cas général et surtout rendre les calculs plus lisibles, on considère dorénavant que $P_{adm}(t)=+\infty$. Supposons que lors d'un pas de temps, il n'y ait pas de mortalité due au parasitisme parmi les hôtes ; cela signifie mathématiquement que le terme $p(x)$ vaut 1.0 lors de l'évaluation de la formule (5). La formule de mise à jour de N_{k+1} devient alors

$$N_{k+1}(i,l,t+\Delta t) = \sum_{x=i}^{\infty} \sum_{j=\max(l-x,0)}^{l-i} \sum_{y=i}^{\min(x,j+x-l+i)} N_k(y,x,t) \phi(j,x,t) \delta(y-i,y) \delta(x-y-l+j,x-y)$$

Cette expression est utilisée pour exprimer le nombre de parasites d'âge supérieur à $(k+1)\Delta t$ en $t+\Delta t$ de la manière suivante :

$$\begin{aligned}
 U_{k+1}(t+\Delta t) &= \sum_{l=0}^{\infty} \sum_{x=0}^{\infty} \sum_{i=0}^{\min(x,l)} \sum_{j=\max(l-x,0)}^{l-i} \sum_{y=i}^{\min(x,j+x-l+i)} i N_k(y,x,t) \phi(j,x,t) \partial(y-i,y) \partial(x-y+i-l+j,x-y) \\
 U_{k+1}(t+\Delta t) &= \sum_{l=0}^{\infty} \sum_{x=0}^{\infty} \sum_{j=\max(0,l-x)}^l \sum_{i=0}^{\min(x,l-j)} \sum_{y=i}^{\min(x,j+x-l+i)} i N_k(y,x,t) \phi(j,x,t) \partial(y-i,y) \partial(x-y+i-l+j,x-y) \\
 U_{k+1}(t+\Delta t) &= \sum_{l=0}^{\infty} \sum_{t=0}^l \sum_{x=t}^{\infty} \sum_{j=\max(l-x,0)}^{l-t} \sum_{y=t}^{\min(x,j+x-l+i)} i N_k(y,x,t) \phi(j,x,t) \partial(y-i,y) \partial(x-y+i-l+j,x-y) \\
 U_{k+1}(t+\Delta t) &= \sum_{x=0}^{\infty} \sum_{j=0}^{\infty} \sum_{l=j}^{x+j} \sum_{i=0}^{\min(x,l-j)} \sum_{y=i}^{\min(x,j+x-l+i)} i N_k(y,x,t) \phi(j,x,t) \partial(y-i,y) \partial(x-y+i-l+j,x-y) \\
 U_{k+1}(t+\Delta t) &= \sum_{x=0}^{\infty} \sum_{j=0}^{\infty} \sum_{i=0}^x \sum_{l=i+j}^{x+j} \sum_{y=i}^{\min(x,j+x-l+i)} i N_k(y,x,t) \phi(j,x,t) \partial(y-i,y) \partial(x-y+i-l+j,x-y) \\
 U_{k+1}(t+\Delta t) &= \sum_{x=0}^{\infty} \sum_{j=0}^{\infty} \sum_{i=0}^x \sum_{y=i}^x \sum_{l=i+j}^{x+i+j-y} i N_k(y,x,t) \phi(j,x,t) \partial(y-i,y) \partial(x-y+i-l+j,x-y) \\
 U_{k+1}(t+\Delta t) &= \sum_{x=0}^{\infty} \sum_{j=0}^{\infty} \sum_{y=0}^x \sum_{i=0}^y \sum_{l=x-y+i+j-(x-y)}^{x+i+j-y} i N_k(y,x,t) \phi(j,x,t) \partial(y-i,y) \partial(x-y+i-l+j,x-y) \\
 U_{k+1}(t+\Delta t) &= \sum_{x=0}^{\infty} \sum_{j=0}^{\infty} \sum_{y=0}^x \sum_{v=0}^y \sum_{l=x-v+j-(x-y)}^{x+j-v} i N_k(y,x,t) \phi(j,x,t) \partial(v,y) \partial(x-v-l+j,x-y) \\
 U_{k+1}(t+\Delta t) &= \sum_{x=0}^{\infty} \sum_{j=0}^{\infty} \sum_{y=0}^x \sum_{v=0}^y \sum_{z=0}^{x-y} i N_k(y,x,t) \phi(j,x,t) \partial(v,y) \partial(z,x-y) \\
 U_{k+1}(t+\Delta t) &= \sum_{x=0}^{\infty} \sum_{y=0}^x N_k(y,x,t) \sum_{v=0}^y (y-v) \partial(v,y) \sum_{z=0}^{x-y} \partial(z,x-y) \sum_{j=0}^{\infty} \phi(j,x,t)
 \end{aligned}$$

Or la fonction $\delta(\dots)$ suit une loi Binomiale et $\phi(\dots)$ une loi de Poisson ; les propriétés intrinsèques de ces lois permettent d'écrire les relations suivantes :

$$\forall x \quad 0 \leq x, \quad \forall y \quad 0 \leq y \leq x$$

$$\sum_{v=0}^y \partial(v,y) = 1 \quad \sum_{v=0}^y v \partial(v,y) = \mu y$$

$$\sum_{z=0}^{x-y} \partial(z,x-y) = 1 \quad \sum_{z=0}^{x-y} z \partial(z,x-y) = \mu (x-y)$$

$$\sum_{j=0}^{\infty} \phi(j,x,t) = 1$$

En utilisant ces résultats, la dernière expression de U_k se réécrit de la manière suivante

$$U_{k+1}(t+\Delta t) = \sum_{x=0}^{\infty} \sum_{y=0}^x N_k(y,x,t) y (1-\mu)$$

$$U_{k+1}(t+\Delta t) = (1-\mu) U_k(t)$$

Finalement, le nombre de parasites au cours d'un pas de temps diminue avec une mortalité moyenne μ . Cette preuve garantit une certaine cohérence numérique qui était tout simplement inaccessible auparavant. On constatait d'ailleurs dans les résultats de simulation que la mortalité

moyenne observée était différente de celle spécifiée en paramètre ; ce n'est plus le cas en utilisant la formulation (5). L'utilisation de la fonction $\delta(\dots)$ plutôt que la fonction $\psi(\dots)$ signifie que l'espérance de la mortalité des parasites peut désormais être contrôlée.

Cet exemple de la mortalité des parasites sur les hôtes illustre quelques unes des contraintes qu'un modèle, que l'on souhaite de plus en plus "réaliste", pose à ses développeurs.

CONCLUSIONS

Les Monogènes représentent une classe à part entière des Helminthes, soit l'équivalent, par exemple, des oiseaux ou des mammifères chez les Vertébrés. A la lecture de cette rapide synthèse sur les approches biomathématiques concernant ces Invertébrés, tout biologiste ou mathématicien, un tant soit peu au fait de l'état de la modélisation en dynamique des populations, ne pourra qu'être surpris par le *hiatus* existant entre les développements respectifs et relatifs aux groupes zoologiques précités. Ces développements sont sans commune mesure, même si les mathématiques sous-jacentes présentent forcément quelques points communs. La moindre accessibilité des écosystèmes aquatiques et d'organismes aussi petits est une des raisons principales de cette différence de statut dans notre connaissance de la démographie des uns et des autres.

Les Monogènes représentent néanmoins des milliers d'espèces (un grand nombre d'entre elles non encore décrites), posent des problèmes de biologie et de dynamique de populations particulièrement intéressants, tant sur un plan fondamental que sur un plan appliqué ; certains posent en outre des problèmes de santé "originaux" dans le contexte de la gestion des ressources vivantes. Autant de raisons suffisantes pour continuer à développer une approche interdisciplinaire des problèmes qu'ils nous posent en écologie comme en épidémiologie. Dans l'une comme dans l'autre discipline, des mécanismes multiples peuvent se combiner et donner lieu à des phénomènes difficiles à appréhender lors d'un changement d'échelle. Des configurations visibles au niveau macroscopique peuvent résulter d'un ensemble d'interactions au niveau microscopique difficilement ou non observables. La modélisation mathématique, et la simulation informatique qui en est issue, permettent d'une part d'intégrer les jeux de données recueillies sur le terrain, d'autre part de poser des questions au modèle, et ainsi de vérifier ou d'invalidiser certaines hypothèses. Lorsque l'expérimentation ne peut pas être conduite *in situ*, la simulation, une fois prises certaines précautions, est une alternative incontournable pour améliorer notre compréhension de tels systèmes complexes.

Qu'ils soient discrets ou en temps continu, les modèles déterministes sur ces organismes peuvent encore faire l'objet de nombreux développements, qu'ils soient basés sur des systèmes d'équations différentielles non linéaires, ou sur la discrétisation de tels systèmes (Murray, 1989). Très généralement, ce type de modèle privilégie les phénomènes macroscopiques au niveau des populations.

L'approche nouvelle développée sur les Diplectanidae s'appuie sur des modèles discrétisés en temps ; elle intègre de très nombreuses variables concernant les hôtes et surtout les Monogènes considérés. La structuration en âge des parasites, et le fait de considérer leur agrégation comme potentiellement variable dans le temps et "l'espace des hôtes", rendent cette approche radicalement plus fine que les précédentes.

Une conséquence directe en découle : le coût de simulation de tels modèles déterministes et finement paramétrés est naturellement élevé, notamment sur le plan de la complexité algorithmique. Le niveau de réalisme est à ce prix (BEDAU, 1999). L'implémentation sur machine parallèle (LANGLAIS *et al.*, 1999a et b) est une des solutions pour la résolution d'une telle complexité. Cette solution passe par une obligation interdisciplinarité scientifique, où écologie, mathématique et informatique interagissent de fait.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, R.M. & WHITFIELD, P.J., 1975.— Survival characteristics of the free-living cercarial population of the ectoparasitic digenean *Transversotrema patialensis* (Soparker, 1924). *Parasitology*, 70 : 295-310.
- BAER, (J.G.) & EUZET, (L.), 1961.— Classe des Monogènes. In : *Traité de Zoologie*, publié sous la direction de P.P. GRASSÉ, Paris, Masson Ed., 4(1) : 243-325.
- BEDAU, M., 1999.— Can unrealistic computer models illuminate theoretical biology ? In : WU, A.S. (Ed.), *Proceedings of the 1999 genetic and evolutionary computation conference workshop program*, Morgan Kaufmann, San Francisco. 20-23.
- BOULOUX, C., LANGLAIS, M. & SILAN, P., 1998.— A marine host-parasite model with direct biological cycle and age structure. *Ecological Modelling*, 107 : 73-86.
- GRAMA, A., GUPTA, A., KUMAR, V. & KARYPIS, G., 1994.— *Introduction to parallel computing: design and analysis of algorithms*. Benjamin/Cummings Publishing Company, Redwood City. 597 pp.
- KHALIL, L.F., 1964.— On the biology of *Macrogryrodactylus polyp-teri*, Mamlberg, 1956, a monogenetic trematode on *Polypterus senegalus* in the Sudan. *Journal of Helminthology*, 38 : 219-222.
- LANGLAIS, M., LATU, G., ROMAN, J. & SILAN, P., 1999a — *Parallel numerical simulation of a marine host-parasite system. Europar '99 Parallel Processing*. Lecture Notes in Computer Science 1685, P. AMESTOY *et al.* (Eds.), Springer, 677-685.
- LANGLAIS, M., LATU, G., ROMAN, J. & SILAN, P., 1999b.— Simulation numérique parallèle d'un système hôte-parasite. *Journal du Centre National Universitaire Sud de Calcul*, 69 : 2-3.
- LANGLAIS, M. & SILAN, P., 1995.— Theoretical and mathematical approach of some regulation mechanisms in a marine Host-

- Parasite system. *Journal of Biological Systems*, 3 (2): 559-568.
- LESTER, R.J.G., 1972.— Attachment of *Gyrodactylus* to *Gasterosteus* and host response. *Journal of Parasitology*, 58: 717-722.
- LESTER, R.J.G. & ADAMS, J.R., 1974a.— *Gyrodactylus alexandri*: reproduction, mortality, and effect on its host *Gasterosteus aculeatus*. *Canadian Journal of Zoology*, 52: 827-833.
- LESTER, R.J.G. & ADAMS, J.R., 1974b.— A simple model of a *Gyrodactylus* population. *International Journal for Parasitology*, 4: 497-506.
- MURRAY, J.D., 1993.— *Mathematical Biology*. Springer, 2nd edition. 767p.
- PAPERNA, I., 1964.— Competitive exclusion of *Dactylogyrus extensus* by *Dactylogyrus vastator* (Trematoda, Monogenea) on the gills of reared. *Journal of Parasitology*, 50: 94-98.
- REVERSAT, J., SILAN, P. & MAILLARD, C., 1992.— Structure of monogenean populations, ectoparasites of the gilthead sea bream *Sparus aurata*. *Marine Biology*, 112: 43-47.
- SCOTT, M.E., 1982.— Reproductive potential of *Gyrodactylus bullatarudis* (Monogenea) on guppies (*Poecilia reticulata*). *Parasitology*, 85: 217-236.
- SCOTT, M.E. & ANDERSON, R.M., 1984.— The population dynamics of *Gyrodactylus bullatarudis* (Monogenea) within laboratory populations of the fish host *Poecilia reticulata*. *Parasitology*, 89: 159-194.
- SILAN, P., BIRGI, E., LOUIS, C., CLOTA F., MATHIEU A. & GIRAL L., 1996.— Aquaculture et ichtyoparasitologie: action *in vitro* du Nitroxinil® (Antihelminthique) sur *Diplectanum aequans*, ectoparasite branchial du bar *Dicentrarchus labrax*. *Recueil de Médecine Vétérinaire*, 172 (7/8): 401-407.
- SILAN, P., CABRAL, P. & MAILLARD, C., 1985.— Enlargement of the host range of *Polylabris tubicirrus* (Monogenea, Polyopisthocotylea) under fish farming conditions. *Aquaculture*, 47: 267-270.
- SILAN, P., EUZET, L. & MAILLARD, C., 1983.— La reproduction chez *Diplectanum aequans* (Monogenea, Monopisthocotylea). Nouvelles données sur l'anatomie du complexe génital et son fonctionnement. *Bulletin de la Société Française de Parasitologie*, 1: 31-36.
- SILAN, P., LANGLAIS, M. & BOULOUX C., 1997.— Dynamique des Populations et Modélisation : Application aux Systèmes Hôtes-Macroparasites et à l'Épidémiologie en Environnement Marin. In : "Tendances nouvelles en modélisation pour l'environnement". CNRS et Elsevier Eds., 303-310.
- SILAN, P. & MAILLARD, C., 1986.— Modalités de l'infestation par *Diplectanum aequans*, Monogène ectoparasite de *Dicentrarchus labrax*, en aquiculture. Eléments d'épidémiologie et de prophylaxie. In : *Pathology in marine aquaculture (Pathologie en aquaculture marine)*. C.P. VIVARES, J.-R. BONAMI & E. JASPERS (Eds). European Aquaculture Society, Special Publication n° 9. Bredene, Belgium, 139-152.
- SILAN, P. & MAILLARD, C., 1989a.— Biology of *Serranicotyle labracis*, ectoparasite of *Dicentrarchus labrax* (Teleostei): contribution to the study of its populations. *Marine Biology*, 103: 481-487.
- SILAN, P. & MAILLARD, C., 1989b.— Biologie comparée du développement et discrimination des Diplectanidae ectoparasites du Bar (Teleostei). *Ann. Sci. Nat., Zoologie, Paris*, 13^e série, 10: 31-45.
- SILAN, P. & MAILLARD, C., 1990.— Comparative structures and dynamics of some populations of helminths, parasites of fishes: the sea bass- *Diplectanum* model. *Acta oecologica*, 11 (6): 857-874.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The Platyhelminths, or flatworms, are represented by several thousands of species. This phylum consist of several groups, including the Monogeneans (BAER & EUZET, 1961). Mostly ectoparasites of aquatic vertebrates (Teleosteans, Selacians, Amphibians...), these organisms have been studied since the nineteenth century, but essentially from the taxonomic point of view. The study of their population dynamics stays marginal, despite the ecological or epidemiological interest of this zoological group. The demographic modelling is rare and concerns only some Monopisthocotylea, ectoparasites of Teleosteans.

The main biomathematical trends relative to theses organisms since the seventies are summarized in this paper.

Two ways of reproduction can be observed among the Monogeneans: 1) Polyopisthocotylea, and the majority of Monopisthocotylea, live on their host and lay eggs when there are sexually mature; a larva emerges from each egg, and actively tries to find a host. 2) The family Gyrodactylidae is an exception among Monopisthocotylea, because they are viviparous. The offspring settles directly to the same host fish and contains a well-developed embryo within its uterus. Three generations of embryos can simultaneously coexist within a single fluke. Under some conditions, these parasites can directly migrate from one host to the other.

Consequently, demographical processes linked in particular to immigration and emigration are quite different. The works of mathematical modelling concerning these ectoparasites are rare. LESTER & ADAMS (1974b), SCOTT (1982), SCOTT & ANDERSON (1984) developed several models describing some demographical characteristics of Gyrodactylidae. Their interest for parasite population dynamics is underlined in this paper, but also some of their weaknesses. Not only these models cannot be applied to natural populations, but some of them (in SCOTT & ANDERSON, 1984) are mathematically invalid. Using numerical simulations, some problems relative to their validation are presented.

New models have been developed since this period, based on the sea bass (*Dicentrarchus labrax*)–*Diplectanum* model. These developments are the result of a interdisciplinary approach combining closely population biology (SILAN & MAILLARD, 1986, 1989b, 1990), mathematics (LANGLAIS & SILAN, 1995; SILAN *et al.*, 1997; BOULOUX *et al.*, 1998) and computer science (LANGLAIS *et al.*, 1999a and b).

These discrete models integrate many variables and parameters, in particular linked to the real complex structure of parasite infrapopulations: age structures, age-dependent reproduction, variable level of aggregation in time and between hosts...

The direct consequence of such a complexity is a large cost for simulations, requiring the simultaneous solution of mathematical and algorithmic problems. Parallel computing has been introduced in order to solve some of them.

Using the example of natural mortality affecting fixed parasites, positive feedbacks between these disciplines are illustrated.

Whatever the nature of such new models, discrete or continuous, deterministic or stochastic, numerous developments are still conceivable. However, these reflexions have to rely on realistic biological data, non-simplistic mathematics and consistent computing if we want to produce models having a fundamental or applied interest.